中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 50(2): 13～23 (2001)

栽培稻(*Oryza sativa*)與野生稻(*O. nivara*)種間雜種及回交後裔族群生育期、株高及穗長性狀之遺傳及育種行爲[1]

李長沛[2] 郭益全[2] 吳詩都[3] 曾富生[3]

摘要：以臺農67號 (TNG 67) 及臺粳1號 (TK 1) 兩個粳稻品種爲輪迴親本與由國際稻米研究所引進之野生稻 *O. nivara* (Acc.104705) 雜交及回交，探討其雜種後代 F_1、F_2、BC_1F_1、BC_1F_2、BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1、BC_3F_2族群生育期、株高及穗長等性狀的變異。在生育期TNG 67 × *O. nivara*、TK 1 × *O. nivara* 之 F_1 偏向野生稻親本之早熟表現，顯示 *O. nivara* 具早熟顯性基因，但TK 1 × *O. nivara* 組合於 F_2 出現兩明顯之高峰，也說明 *O. nivara* 之早熟顯性基因不同於早熟栽培品種臺粳1號。在株高及穗長方面，*O. nivara* 屬半矮性株高約100公分，F_1 在TNG 67 × *O. nivara* 之組合株高偏向TNG67之完全顯性，穗長則偏向於野生稻之部份顯性；TK 1 × *O. nivara* 組合在株高及穗長則均呈明顯的雜種優勢。兩組合 F_2 族群之株高及穗長之變異性均高，呈明顯超親分離。自 BC_1F_1 開始選拔株型接近栽培稻者進行回交，該單株並行宿根採收種子以繁殖 F_2 族群。由各回交 F_1 及 F_2 的表現得知，BC_1F_1、BC_1F_2 變異性仍高，但至 BC_2F_1、BC_2F_2 已明顯縮小，至 BC_3F_1、BC_3F_2 變異程度最低，且族群的分布最爲集中。但在株高及穗長於 BC_2F_2 仍有植株較矮、穗較短的弱勢植株產生。兩雜交組合之生育期、株高及穗長的相關性，在 F_2 此三性狀間均呈顯著正相關。但在回交世代除TK 1 × *O. nivara* 於 BC_3F_2 生育期與株高爲正相關外，TNG 67 × *O. nivara* 各回交世代及TK 1 × *O. nivara* 之 BC_1F_2、BC_2F_2 均爲負相關。兩雜交組合株高與穗長間在各回交 F_2 世代則均呈正相關。

關鍵詞：栽培稻、野生稻、種間雜交、回交、農藝性狀。

前　言

稻屬有20個野生稻種[7]，具有多種不同的染色體組 (genome)，大多數野生稻種均被認爲具有供爲品種改良的潛力[30]。在野生稻種原中，一年生野生種 *Oryza nivara* Sharma *et* Shastry 其形態上與栽培稻最爲近似[1, 6, 25]。加上 *O. nivara* 與栽培種 *O. sativa* L.有相似的染色體組，兩者雜交容易成功，雜種 F_1 植株大多生育正常[4, 10, 26]，且具抗多種病蟲害的特性[13, 19]，是爲擴大栽培稻遺傳變異的一重要種原。

野生稻種原在稻育種上的利用，以轉移其抗病蟲害的特性至栽培稻爲主要目標[14, 16, 17]。Xiao *et al.*[32] 則發現野生稻 *O. rufipogon* 具有提高產量的基因。由於種間雜種 F_2 族群均質性不高或與不良性狀強烈連

1. 行政院農業委員會農業試驗所研究報告第2064號。
2. 本所農藝系助理、故研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。
3. 國立中興大學農藝系教授。臺灣省　台中市。

鎖及雜種的不稔等現象[2, 5, 28]，造成選拔上的困難。連續回交被認爲是改進此種困境的有效方法[28, 32]。

爲擴大臺灣栽培品種的遺傳歧異性，本所持續探討野生稻種 *O. nivara* 與栽培品種雜交後裔之遺傳行爲。前報[2, 3]已指出栽培品種與野生稻 *O. nivara* 雜交及經多次回交的後裔族群產量及糙米性狀之變異。本文繼續探討栽培稻與 *O. nivara* 種間雜交及多次回交代之生育期、株高及穗長等性狀的表現。

材料與方法

本試驗所選用之水稻品種，栽培稻爲臺灣育成之臺農67號 (TNG 67) 及臺粳1號 (TK 1)，臺農67號爲目前栽培面積最廣的中晚熟品種，臺粳1號則爲早熟品種中推廣最多的品種。野生稻親本 *O. nivara* (IRGC Acc.104705)由國際稻米研究所引進，原產於印度，具有抗褐飛蝨、早熟、多分蘗及半矮性等特性，以 *O. nivara* 爲貢獻親，栽培稻爲輪迴親。試驗材料之建立與繁殖如前報所述[2]。兩個雜交組合各得 F_1、F_2、BC_1F_1、BC_1F_2、BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1 及 BC_3F_2 等族群。於材料繁殖期間，定株調查各族群之生育期及株高，並於收穫乾燥後測量穗長。調查方法如下：生育期 (days to heading, day)：每株自移植日起至第一穗抽穗日止之日數。株高 (plant height, cm)：測量成熟時稻株主莖基部至穗頂之高度。穗長 (panicle length, cm)：測量每一單株中各穗由穗頸至穗頂的長度，取平均值。計算各 F_2 族群生育期、株高及穗長的表現型相關，並做頻度分布圖，估計頻度分布歪度 (skewness) 與峰度 (kurtosis) 及其顯著性測驗，判定頻度分布是否爲常態分布，以探討調查之性狀在不同回交世代之變異情形。

結　果

一、生育期之變異性

各親本及其後裔族群生育期之變異及平均值如圖1所示。TNG 67與TK 1兩栽培稻親本分別爲95天與78天，而野生稻 *O. nivara* 平均生育期75天。按臺灣慣行之分類，TNG 67屬中晚熟品種；TK 1及 *O. nivara* 親本屬早熟品種。TNG 67 × *O. nivara* 及TK 1 × *O. nivara* 兩個雜交組合 F_1 的生育期，均偏向於野生親本 *O. nivara*，約76天。F_2 族群平均分別爲82.6天及80.8天，兩組合雜種 F_2 族群呈超親分離(transgressive segregation)，且族群之變異性均大，均有生育期長達130天以上的極晚熟個體出現。且兩族群均呈明顯高峰的右偏分布（表1），其中TNG 67 × *O. nivara* 組合之 F_2 平均爲82.6天，族群呈連續性的變異，仍有多數個體偏向野生稻親本；TK 1 × *O. nivara* 組合之 F_2 平均爲80.8天，接近於栽培稻親本，族群之分布於72.5天及82.5天處出現兩個明顯的高峰（圖1）。

經一次回交 BC_1F_1 世代兩組合仍有超越分離的個體出現（圖1）。TNG 67 × *O. nivara* 組合 BC_1F_1 族群平均生育期爲87.5天介於輪迴親本及 F_1 之間，TK 1 × *O. nivara* 其平均爲79.6天略高於輪迴親本。由頻度分布得知，中晚熟品種TNG 67與 *O. nivara* 兩雜交組合呈常態分布，而早熟品種TK 1與 *O. nivara* 雜交組合呈常峰右偏分布（表1）。自 BC_1F_1 選拔用以雜交之單株，經宿根繁殖所得之 BC_1F_2 族群，均表現出高峰右偏歪分布（表1）。其中TNG 67 × *O. nivara* 之分散度大於TK 1 × *O. nivara*，仍有許多偏離平均值的較晚熟個體出現（圖1）。

由圖1也可看出經二次及三次回交所得之 BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1 及 BC_3F_2 族群之變異性已明顯縮小，且偏向輪迴親本。族群的平均值雖逐漸趨近於輪迴親本，但偏向輪迴親的幅度並不大。兩組合變異性於 BC_3F_2 均爲各世代中最低者。TK 1 × *O. nivara* 組合之 BC_3F_2 族群呈常態分布，但TNG 67 × *O. nivara* 表現出高峰的右偏分布（表1）。

二、株高之變異性

水稻之株高一般分爲矮性、半矮性和高株等三種類型，變域可由不足30公分到150公分以上，受主效基因與微效基因共同控制。近代育成的品種株高多在100公分左右。本試驗中所用栽培品種TK 1屬半矮性品種爲97.7公分，TNG 67植株略高爲114.2公分。野生稻親本 *O. nivara* 則也屬半矮性株高約

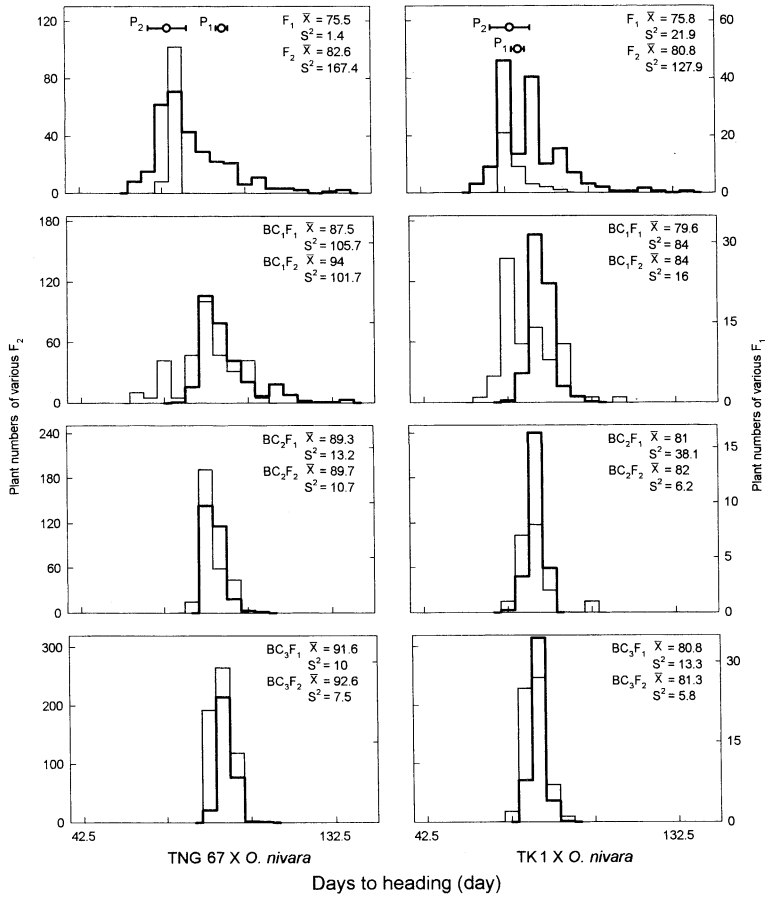

圖1. 栽培稻與野生稻雜交及回交各F_1及F_2族群生育期之頻度分佈。

Fig. 1. Distribution of days to heading for the populations of the various F_1, F_2 and backcrosses of cultivated and wild rice crosses.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (⊢○⊣) indicates parental means with standard deviation.

——— stands for F_1, ——— stands for F_2.

表1. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群生育期之歪度與峰度

Table 1. The skewness (g_1) and kurtosis (g_2) of days to heading in the various populations of cultivated and wild rice crosses

	TNG 67 × *O. nivara*		TK 1 × *O. nivara*	
Generation	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	1.349 **	2.339 **	1.434 **	3.470 **
BC_1F_1	-0.340	-0.198	0.855 **	0.843
BC_1F_2	1.732 **	3.550 **	0.581 **	2.674 **
BC_2F_1	0.668	0.615	2.015 **	5.608 **
BC_2F_2	1.580 **	4.016 **	-0.591 **	0.218
BC_3F_1	0.547	-0.678	0.543	0.138
BC_3F_2	0.871 **	2.125 **	0.164	0.163

** : $|g_1 / SEg_1| > 1.96$; $|g_2 / SEg_2| > 1.96$.

100公分。TNG 67 × *O. nivara*爲113.4公分偏向於栽培稻親本之完全顯性的表現；兩半矮性材料TK 1與*O. nivara*雜交之F_1株高爲113.6公分，有明顯的雜種優勢表現（圖2）。

TNG 67 × *O. nivara*及TK 1 × *O. nivara*兩組合F_2族群之變異性均大，呈明顯超親分離，最矮低於40公分以下，最高達160公分以上（圖2）。就F_2族群平均值而言，TNG 67 × *O. nivara*爲105.4公分介於兩親本之間，而TK 1 × *O. nivara*接近TK1爲98.8公分。就F_2族群峰度及歪度而言，TNG 67 × *O. nivara*呈常態分布，TK 1 × *O. nivara*組合呈高峰近似常態分布（表2）。

經一次回交後之BC_1F_1及BC_1F_2世代，族群變異大且呈超親分離。其中TNG 67 × *O. nivara*族群的分布無明顯集中的表現；而TK 1 × *O. nivara*之BC_1F_2族群的分布較爲集中，除少數個體低於80公分外，大多數個體分布在90 − 120公分之間（圖2）。就族群平均株高而言，TNG 67 × *O. nivara*則介於

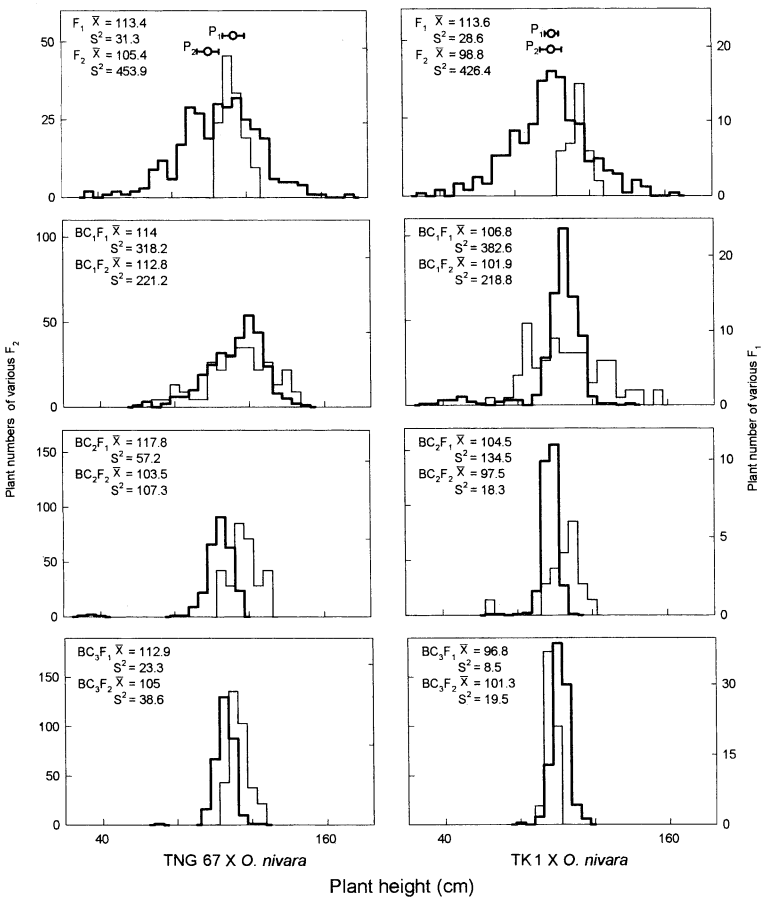

圖2. 栽培稻與野生稻雜交及回交各F_1及F_2族群株高之頻度分佈。

Fig. 2. Distribution of plant height for the populations of the various F_1, F_2 and backcrosses of cultivated and wild rice crosses.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (⊢⊙⊣) indicates parental means with standard deviation.

——— stands for F_1, ——— stands for F_2.

表2. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群株高之歪度與峰度

Table 2. The skewness (g_1) and kurtosis (g_2) of plant height in the various populations of cultivated and wild rice crosses

Generation	TNG 67 × *O. nivara*		TK 1 × *O. nivara*	
	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	-0.208	0.503	-0.092	0.630 **
BC_1F_1	-0.449	-0.239	0.398	-0.391
BC_1F_2	-0.668 **	0.735 **	-2.635 **	8.384 **
BC_2F_1	0.088	-0.698	-2.197 **	7.455 **
BC_2F_2	-4.182 **	25.784 **	-2.303 **	15.099 **
BC_3F_1	0.583	0.068	0.112	-0.681
BC_3F_2	-3.917 **	36.608 **	-0.309 **	2.212 **

** : $|g_1 / SEg_1| > 1.96$; $|g_2 / SEg_2| > 1.96$.

輪迴親本及F_1之間；TK 1 × *O. nivara*仍高於輪迴親本，（圖2）。由表2之峰度及歪度可看出，兩雜交組合BC_1F_1呈常態分布，BC_1F_2呈高峰左偏分布。

經二次及三次回交所得之結果，TK 1 × *O. nivara*在BC_2F_1的變異仍大，且較TNG 67 × *O. nivara*高外，其餘世代BC_2F_2、BC_3F_1及BC_3F_2族群之變異性已明顯縮小，頻度也顯得更爲集中（圖2）。另由圖2中BC_2F_2及BC_3F_2之表現得知，兩組合BC_2F_2及BC_3F_2之族群分布相當集中，但仍有少數株高較矮的個體出現，如TNG 67 × *O. nivara*於BC_2F_2出現低於40公分的植株，而於BC_3F_2也出現低於80公分的植株，因此表現出高峰的左偏分布（表2）。顯示在多次回交後裔族群中仍有許多弱勢的植株產生。

三、穗長之變異性

穗長具決定每穗粒數多寡及著粒密度的特性，進而影響產量及稻米品質。本試驗中所用栽培品種TNG 67穗長爲19.9公分；TK 1穗較短爲18.7公分；野生稻親本*O. nivara*則較栽培親本短，爲18.1公分。TNG 67 × *O. nivara*及TK 1 × *O. nivara*之F_1分別爲18.3公分及19.2公分，TNG 67 × *O. nivara*之F_1穗長偏向於野生稻之部份顯性；TK 1 × *O. nivara*之F_1較栽培親本長，有正向的雜種優勢表現（圖3）。兩雜交組合F_2族群之變異性均大，呈超親分離，穗最短者短於10公分，最長可達25公分以上。兩組合族群的平均穗長均介於其兩親本之間，且接近於野生稻（圖3）。兩組合族群的分布均爲常態分布（表3），爲明顯的數量性狀之表現。

兩組合一次回交之BC_1F_1及BC_1F_2世代仍呈超親分離（圖3）。於BC_1F_1世代，TNG 67 × *O. nivara*爲19.6公分接近輪迴親本TNG 67；TK 1 × *O. nivara*平均穗長爲18.1公分，接近野生稻親本。於BC_1F_2世代TNG 67 × *O. nivara*的平均穗長略長於輪迴親本，而TK 1 × *O. nivara*則略短於野生稻親本。從表3各世代的峰度與歪度得知，BC_1F_1世代兩組合均呈常態分布；BC_1F_2世代則呈偏歪的分布。圖3也顯示TK 1 × *O. nivara*之BC_1F_2大多數植株穗長分布於16－20公分之間，而有少數個體低於14公分甚至低於7公分，導致其頻度分布呈明顯的高峰於左偏歪分布（表3）。

圖3顯示經二次及三次回交後，兩雜交組合變異明顯的縮小，族群的分布更爲集中。但TNG 67 × *O. nivara*於BC_2F_2、TK 1 × *O. nivara*於BC_2F_1仍有穗長短於10公分的異常個體出現。族群的平均穗長，TNG 67 × *O. nivara*於BC_2F_1穗長超過20公分，長於輪迴親本。TK 1 × *O. nivara*在BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1及BC_3F_2各世代均接近於輪迴親本，世代間的變化不大，於BC_3F_2則達19.3公分，略長於輪迴親本。於BC_2F_2穗長卻僅17.8公分低於輪迴親本，至BC_3F_1及BC_3F_2則又逐漸趨近輪迴親本之穗長。由表3中得知兩組合除於BC_3F_1均呈常態分布外，其餘二、三次回交世代均呈偏歪或高峰分布。

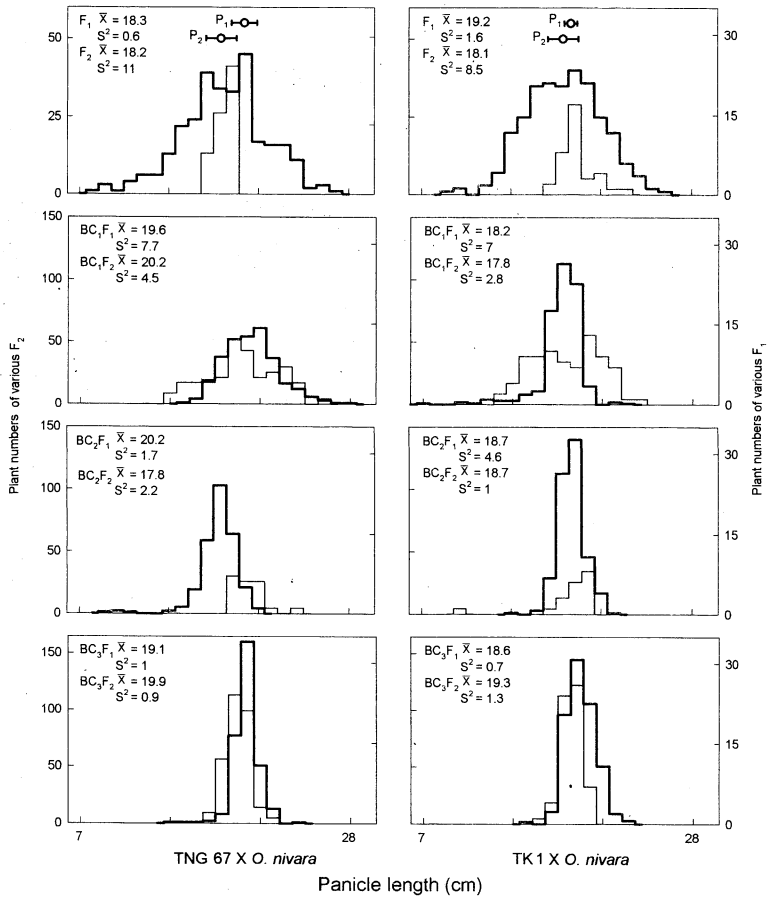

圖3. 栽培稻與野生稻雜交及回交各F_1及F_2族群穗長之頻度分佈。

Fig. 3. Distribution of panicle length for the populations of the various F_1, F_2 and backcrosses of cultivated and wild rice crosses.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (⊢○⊣) indicates parental means with standard deviation.

——— stands for F_1, ——— stands for F_2.

表3. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群穗長之歪度與峰度

Table 3. The skewness (g_1) and kurtosis (g_2) of panicle length in the various populations of cultivated and wild rice crosses

Generation	TNG 67 × *O. nivara*		TK 1 × *O. nivara*	
	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	-0.219	0.350	-0.044	-0.178
BC_1F_1	-0.062	-0.517	-0.015	-1.028
BC_1F_2	0.492 **	0.467	-2.193 **	9.030 **
BC_2F_1	1.542 **	3.929 **	-3.510 **	13.834 **
BC_2F_2	-2.281 **	10.754 **	0.051	1.140 **
BC_3F_1	0.116	-0.637	-0.332	0.657
BC_3F_2	-1.081 **	6.834 **	0.161	0.489 **

** : $|g_1 / SEg_1| > 1.96$; $|g_2 / SEg_2| > 1.96$.

四、生育期、株高及穗長三性狀相互間之關係

計算兩雜交組合所得各雜種或回交F_2之生育期、株高及穗長三性狀間之表現型相關結果如表4，由表4可看出：在F_2此三性狀相互間均呈顯著的正相關，有生育期越晚株高越高、穗越長的趨勢，但在回交世代除TK 1 × *O. nivara*於BC_3F_2生育期與株高爲正相關外，TNG 67 × *O. nivara*各回交世代及TK 1 × *O. nivara*之BC_1F_2、BC_2F_2均爲負相關。生育期與穗長相關性在兩雜交組合差異較大，在TK 1 × *O. nivara*之BC_1F_2爲負相關，於BC_2F_2及BC_3F_2則呈正相關。TNG 67 × *O. nivara*之BC_1F_2爲正相關；於BC_2F_2爲負相關；於BC_3F_2則相關不顯著。兩雜交組合株高與穗長在各F_2世代中均呈正相關關係。

表4. 栽培稻與野生稻雜交組合生育期、株高及穗長之表現型相關

Table 4. The penotypic correlations of various F_2 populations in cultivated and wild rice cross

Trait	Generation	TNG 67 × *O. nivara*		TK 1 × *O. nivara*	
		Plant height	Panicle length	Plant height	Panicle length
Days to heading	F_2	.170 **	.183 **	.169 **	.282 **
	BC_1F_2	-.441 **	.326 **	-.371 **	-.359 **
	BC_2F_2	-.282 **	-.201 **	-.047	.209 **
	BC_3F_2	-.212 **	-.041	.237 **	.247 **
Plant height	F_2		.770 **		.765 **
	BC_1F_2		.128 *		.777 **
	BC_2F_2		.687 **		.397 **
	BC_3F_2		.376 **		.639 **

** and * denote significance at 1% and 5% levels, respectively.

討　論

綜觀以往的研究顯示，栽培稻與野生稻雜交，F_1植株各性狀偏向野生稻親本[21]，雜種F_2則有超親分離及異常分離等現象[5, 20]。試驗中調查之性狀，TNG 67 × *O. nivara*及TK 1 × *O. nivara*兩雜交組合之F_1除生育期明顯偏向野生稻親本外，在株高及穗長兩性狀的表現則因栽培稻之不同而有偏向野生稻或栽培稻或介於兩親本之間的表現。但兩組合此三個性狀於F_2的表現則均呈明顯的超親分離。Tsai[29]指出野生稻種*O. rufipogon*具有栽培品種普遍存在的早熟性基因*Ef-1*，對栽培稻具有顯性的作用。Chang *et al.*[8]將水稻營養生長期劃分爲基本營養期與感光期，短基本營養期對長基本營養期具有顯性的作用，且發現基本營養期係由二至三對早熟基因(*Ef*)所控制，認爲這些*Ef*基因具有累積作用，並具有各種不同表達力，一般成上位性作用。由兩雜交組合F_1生育期明顯偏向野生稻親本之表現，說明野生稻具有的早熟性，對兩粳稻品種具顯性作用。而早熟品種TK 1與*O. nivara*雜交所得F_2族群生育期的分布出現兩明顯高峰。也說明此野生稻*O. nivara*之早熟性基因，有別於栽培稻之早熟性基因。在株高及穗長的表現上，結果如同戴等[4, 5]及Majumder *et al.*[20]所述，顯示種間雜交組合其F_1株高依親本的不同而有所差異，F_2均有超親分離，且族群呈偏歪分布。

種間雜交除其雜種F_2分離異常外，也有雜種F_2弱勢的表現[9]，參試的兩雜交組合TNG 67 × *O. nivara*及TK 1 × *O. nivara*株高均有少數株高矮於40公分、穗短於10公分的矮小植株，甚至TNG 67 × *O. nivara*在BC_2F_2中也有矮於40公分的個體出現。此種弱勢的表現在遠緣雜交的組合，被認爲是由隱性基因互補所造成[12, 22, 23]。Chu[9]的研究報告指出，種間雜種崩壞的原因可能如同遠緣雜交的表現，是由基因的互補作用所造成。

由於種間雜交因兩親基因型的同質性不高，F_2也有雜種崩壞或一親基因較期望值多，致發生異常分離，而甚少有優良的重組基因型等現象[5, 24]，使得育種過程難以繼續或造成選拔的困難，因而獲得可利用的材料相當少[15]。Tanksley and Nelson[28]也認爲，種間雜交初期世代 (BC_1F_1, F_2) 族群，因落粒性或不稔性、上位性基因的相互作用、微效基因的多效性等因素，使族群無法獲得有利的數量性狀進行分析。通常利用連續回交的方式來改進此種困境，以供進一步遺傳分析或品種改良利用[14, 16, 17, 18, 27, 32]。

試驗中兩雜交組合自BC_1F_1開始選拔株型接近栽培稻者進行回交，該單株並行宿根採收種子以繁殖F_2族群。若用以回交之個體在該性狀上與輪迴親本具有相同的同型接合個體，則不論回交F_1或自交所得F_2族群頻度均應表現出常態分布，但由表1至表3各回交F_1及F_2的族群峰度與歪度的檢驗結果，除TK 1 × *O. nivara*之生育期於BC_3F_1、BC_3F_2呈常態分布外，兩雜交組合各回交F_1及F_2的變化並無一致的趨勢，但仍難以論定TK 1 × *O. nivara*之生育期在三次回交後已完全與栽培稻相似，因兩族群的變域仍高於栽培親本，且平均生育期也較TK 1多3天。顯而易見的是，在早期世代（F_2、BC_1F_1、BC_1F_2）此三個性狀的變異及變方高於多次世代，但回交三次的後代中各族群頻度分布已顯得相當集中，其中生育期頻度集中的情形最爲明顯，顯示種間雜交的組合於生育期方面恢復栽培稻特性最爲迅速。也說明兩種間雜交組合，控制生育期的基因數目較少之趨勢。但在株高及穗長方面在回交二次的後代中，仍存在較大的變異，且有少數弱勢的個體產生，除說明種間雜交組合之株高及穗長爲多數基因所控制外，雜種弱勢遺傳機制在種間雜交組合有可能於高級世代中仍然存在。

野生稻的利用若僅在於轉移其特殊可用之主效基因至栽培品種，則族群的變異性並不影響此育種之目標，但若針對數量性狀之改良，則族群的變異性之大小爲育種選拔效率的一項指標。戴等[5]的試驗指出種間雜交後裔族群所具有的超親分離有利於選拔工作之進行。Fujimaki[11]也認爲遠緣雜交的組合，隨其回交次數增加，雜種族群遺傳變異減少，後期世代選拔效果偏低。但種間雜交的組合兩親本基因的組成具有很高的異質性，若由其後代所產生的多個純系集團，任何數量性狀可遺傳變方都非常大，但這種品系集團的平均表現與其親本平均表現很相近，適應性差的親本之表現愈差，則被淘汰的可能性愈大，雖然增大了變方，但卻完全被極低的平均值所掩飾。因而一個大且可遺傳的變方以及選拔中的利益不能使育種有所成就[31]。因而在衡量族群變異性大小的同時，也應考慮如何去除由野生種而來不良性狀的連鎖作用對選拔時所造成的影響。

本試驗的結果顯示，由回交所得之群體雖然在變異上明顯的低於雜種F_2族群。兩組合各回交族群的相關性表現，因雜交組合的不同在生育期與穗長的相關性表現有較大的差異，但生育期、株高與穗長在回交三次的後代中仍有顯著的相關性，顯示種間雜交組合在回交三次栽培稻後其後代族群中仍具變異性，即種間雜交組合在多次回交世代仍具有選拔的空間。李等[2]探討種間雜交組合在產量構成性狀於多次回交世代中仍有優於輪迴親本的個體產生。Xiao *et al.*[32]也藉由回交的方式證實，野生稻種原在雜種品種的利用上，除提供細胞質雄不稔基因外，具有增加每穗粒數進而提升產量的表現。探究其原因，Tanksley and Nelson[28]認爲多次回交後代個體與親本較相似、貢獻親不良性狀減少、上位性的作用減弱、獲得的系統可做重複加以評估及打破不良性狀的連鎖，因而在產量及其他性狀的測度上更爲有利。因此在回交過程中仍需注意各種性狀的變異程度及方向，進而在種間雜交育種過程中，排除野生稻一些不良的特性，同時又不致失去其所具有的有利性狀。綜合本試驗及前報[2, 3]所得之結果，種間雜交後裔族群中，於BC_2F_2、BC_3F_2高次回交後代中，若審愼加以選拔，仍有機會選獲株型近似栽培稻且具高產潛能之理想基因型，並認爲野生稻在數量性狀上確實可提供栽培稻有利之基因。

引用文獻

1. 李長沛、陳彥雄、陳治官、曾東海、陳正昌、賴明信、郭益全。1994。稻屬種間雜交擴大栽培稻之遺傳變異。I. 引進野生稻種原之特性評估。中華農業研究 43：261-274。

2. 李長沛、郭益全、曾富生。1999。栽培稻 (*Oryza sativa*) 與野生稻 (*O. nivara*) 種間雜交及回交後裔族群產量性狀之變異。中華農業研究48：1-12。
3. 李長沛、郭益全、吳詩都。2000。栽培稻與野生稻種間雜交及回交後裔族群糙米性狀之遺傳研究。中華農業研究49：1-13。
4. 戴順發、吳詩都、曾富生。1989a。野生稻 *Oryza nivara* 與栽培稻 *O. sativa* 種間雜交親和性及 F_1 雜種行爲。高雄區農業改良場研究彙報2(2): 39-51。
5. 戴順發、吳詩都、曾富生。1989b。野生稻 *O. nivara* 與栽培稻 *O. sativa* 雜種後代之遺傳育種研究 II. F_2 雜種族群集回交世代農藝性狀之變異。農林學報38(2): 165-190。
6. Chang, T. T. 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. Euphytica 25: 425-441.
7. Chang, T. T. 1988. Taxonomic key for identifying the 22 species in the genus *Oryza*. Int. Rice Res. Newsl. 13: 4-5.
8. Chang, T. T., C. C. Li, and B. S. Vergara. 1969. Component analysis of duration from seeding to heading in rice by the basic vegetative phase and the photoperiod-sensitive phase. Euphytica 18: 79-91.
9. Chu, Y. E. 1972. Gentetic basis, classification and origin of reproductive barriers in *Oryza* species. Bot . Bull. Acad. Sinica 13: 47-66.
10. Chu, Y. E., H. Morishima, and H. I. Oka. 1969. Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. Jpn. J. Genet. 44: 207-233.
11. Fujimaki, H. 1978. Genetical studies on improvement of backcross technique in rice breeding. J. Cent. Agric. Exp. Stn. (Saitama, Japan) 27: 187-246.
12. Fukuoka, S., and K. Okuno. 1995. Chromosomal location of one of complementary recessive genes controlling hybrid breakdown in rice. Rice Genet. Newsl. 12: 191-192.
13. Heinrichs, E. A., F. G. Medrano, and H. R. Rapusas. 1985. Genetic evaluation for insect resistance in rice. IRRI., Los Banos, Philippines.
14. Huang, C. S., R. H. Buu, C. H. Cheng, and C. Lu. 1982. Breeding for resistance to brown planthopper in Keng (*Japonica*) rice. In : Plant breeding. (ed. by Hsieh, S. C. and Lui, D. J.). pp.89-97. Agricultural Association of China and Regional Society of SABRAO (R. O. C), Taipei.
15. Jena, K. K., and G. S. Khush. 1989. Introgression of genes from *O. officinalis* Wall ex Watt to cultivated rice, *O. sativa* L. Theor. Appl. Genet. 80: 737-745.
16. Khush, G. S. 1977. Disease and insect resistance in rice. Adv. Agron. 29: 265-341.
17. Khush, G. S., and K. C. Ling. 1974. Inheritance of resistance to grassy stunt virus and its vector in rice. J. Hered. 65: 134-136.
18. Khush, G. S., K. C. Ling, R. C. Aquino, and V. M. Aguiero. 1977. Breeding for resistance to grassy stunt in rice. In: Proc.3rd Int. Congr., SABRAO, Canberra, Australia. Plant Breed. Papers 1(4): 3-9.
19. Ling, K. C., V. M. Aguiero, and S. H. Lee. 1970. A mass screening method for testing resistance to grassy stunt disease of rice. Plant Dis. Rep. 56: 565-569.
20. Majumder, N. D., T. Ram, and A. C. Sharma. 1997. Cytological and morphological variation in hybrid swarms and introgressed population of interspecific hybrids (*Oryza rufipogon* Griff. × *Oryza sativa* L.) and its impact on evolution of intermediate types. Euphytica 94: 295-302.
21. Nayar, N. M. 1973. Orgin and cytogenetics of rice. Adv. Genet. 17: 153-292.
22. Oka, H. I. 1957. Phylogenetic differentiation of culivated rice. XV. Complementary lethal genes in rice. Jpn. J. Genet. 32: 83-87.
23. Okuno, K. 1985. Complementary recessive genes controlling hybrid breakdown found in a varietal cross of rice. Rice Genet. Newsl. 2: 52-54.
24. Pham, J. L., and B. Bougerol. 1993. Abnormal segregations in crosses between two cultivated rice species. Heredity 70: 466-471.
25. Sharma, S. D., and S. V. S. Shastry. 1965. Taxonomic studies in genus *Oryza* L. III. *O. rufipogon* Griff. sensu stricto and *O. nivara* Sharma et Shastry nom. nov. Indian J. Genet. Plant Breed. 25: 157-167.
26. Sitch, L. A., R. D. Dalmacio, and G. O. Romero. 1989. Crossability of wild *Oryza* species and their potential use for

improvement of cultivated Rice. Rice Genet. Newsl. 6: 58-60.

27. Tanksley, S. D., S. Grandillo, T. M. Fulton, D. Zamir, Y. Petiard, J. Lopez , and T. Beck-Bunn. 1996. Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. Theor. Appl. Genet. 92: 213-224.
28. Tanksley, S. D., and J. C. Nelson. 1996. Advanced backcross QTL analysis : a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTL from unadapted germplasm into elite breeding lines. Theor. Appl. Genet. 92: 191-203.
29. Tsai, K. H. 1995. Genic analysis for heading time in wild rice strains. Jpn. J. Genet. 70: 555-562.
30. Vaughan, D. A., and T. T. Chang. 1995. Collecting the rice gene pool. In : Collection plant genetic diversity technical guidelines. (eds. by Guarino, L., V. Ramanatha Rao, and Reid, R.). pp.659-675. IPGRI., Rome, Italy.
31. Wolfgang-Schnell, F. 1978. Progress and problems in utilizing quantitative variability in plant breeding. Plant Research and Development 7: 32-43.
32. Xiao, J., S. Grandillo, S. N. Ahn, S. R. McCouch, S. D. Tanksley, J. Li, and L. Yuan. 1996. Genes from wild rice improve yield. Nature 384: 223-224.

Genetics and Breeding Behaviors of Days to Heading, Plant Height and Panicle Length in the Progenies Derived from the Crosses between *Oryza sativa* L. and *O. nivara* Sharma *et* Shastry [1]

Charng-Pei Li[2], Yih-Chuan Kuo[2], Shu-Tu Wu[3] and Fu-Sheng Thseng[3]

Summary

Two *sinica* varieties, Tainung 67 (TNG 67) and Taiken 1 (TK 1), and a wild rice, *O. nivara* (Acc.104705) were used as the recurrent parents and non-recurrent parent respectively to investigate the genetics and breeding behaviors including the days to heading, plant height and panicle length of the interspecific hybrid progenies. The F_1, F_2, BC_1F_1, BC_1F_2, BC_2F_1, BC_2F_2, BC_3F_1 and BC_3F_2 populations derived from the interspecific crosses along with their parents were planted simultaneously at the experimental farm of Taiwan Agricultural Research Institute in the first crop of 1996. The F_1 plants of two cross combinations exhibited the tendence of early-heading like their wild parent, *O. nivara* does. This showed *O. nivara* has some dominant early genes. The days to heading of F_2 population of TK 1 × *O. nivara* had two peaks. This suggested the early gene of *O. nivara* differs from the gene of TK1, which was also classfied as an early mature cultivar. *O. nivara* belonged to a semidwarf of about 100 cm. The plant height of F_1 derived from TNG 67 × *O. nivara* combination was tended to exhibit complete dominance like TNG 67 and panicle length was tended to exhibit as partial dominance like *O. nivara*. Heterosis was found on both characters in the TK 1 × *O. nivara* combination. A large variance and transgressive segregation were observed in F_2 populations for both cross combinations. Although many weak plants with shorter plant height and panicle were found in the BC_2F_2 populations for both cross combinations, less variances were also observed in backcross populations When cross generation increased. Positive phenotypic correlactions were found among the days to heading, plant height and panicle length in F_2 populations in both cross combinations. Positive correlations were found between plant height and panicle length in each backcross F_2 populations of both cross combinations. However, negative correlations were observed between the days to heading and plant height in all the backcross F_2 population of back cross in both cross combinations, except the BC_3F_2 of TK 1 × *O. nivara*.

Key words : *Oryza sativa*, *O. nivara*, Interspecific hybridization, Recurrent backcross. Agronomic characters.

1.Contribution No. 2064 from Taiwan Agricultural Research Institute,Council of Agriculture.

2.Research Assistant and the late Senior Rice Breeder, Respectively, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

3.Professor, Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.